BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 38 — N° 5, 1966, pp. 656-668.

ESSAI COMPARATIF SUR L'ÉCOLOGIE DES VARIÉTÉS DE QUELQUES MOLLUSQUES CÔTIERS

Par E. FISCHER-PIETTE

INTRODUCTION

Qu'il nous soit permis de commencer par quelques lignes concernant un parallélisme à tenter entre l'histoire de l'inventaire des espèces et l'histoire de l'inventaire des variétés.

Dans les débuts de l'inventaire des espèces, les Malacologistes n'attachaient pas une très grande importance au lieu d'habitat. Il s'agissait surtout de faire des distinctions valables entre des formes de mieux en mieux connues, et ce n'est que très progressivement que l'importance des provenances de ces formes s'imposa vraiment.

Il en est de même, mais avec un grand retard, pour les variétés que l'on peut distinguer au sein d'une espèce. Certes, de très bonne heure on a énuméré diverses variétés, mais pendant un temps étonnamment long on ne trouve à peu près aucune indication permettant de savoir, par exemple, si les diverses variétés d'une espèce donnée coexistent normalement en un même lieu de récolte, ou bien si elles sont plus ou moins séparées et si chaque catégorie se trouve de préférence dans telle ou telle catégorie de lieu. Et cela, non seulement pour les espèces exotiques, ce qui s'expliquerait aisément, mais aussi bien pour les espèces les plus banales de nos pays.

Il semble d'ailleurs que le retard soit encore plus grand pour les Mollusques marins que pour les Mollusques terrestres. Pour la grande majorité des espèces marines, tout reste à faire à ce point de vue ; il y en a très peu pour lesquelles le travail soit entamé, et encore bien moins pour lesquelles il soit accompli.

Considérons ces dernières espèces, celles pour lesquelles nous avons déjà des données, parfois très partielles, parfois plus amples. Ces données ne sont pas toujours faciles à interpréter. Aussi peut-on être tenté d'avoir recours à des adjuvants.

Un des adjuvants qui ont, d'une façon générale, été les plus profitables aux chercheurs scientifiques, c'est la méthode comparative.

Le présent travail est un essai d'instauration de la méthode comparative dans les questions dont nous venons de parler.

Nous nous proposons de prendre plusieurs espèces d'une même région : la côte nord-atlantique de l'ancien monde ; de rappeler pour chacune d'elles les remarques qui ont été faites sur les habitats de leurs variétés ; de mettre ces remarques en parallèle ; d'exprimer les concordances et les discordances ; et enfin d'essayer d'en tirer des enseignements, ce qui est le plus difficile.

C'est le plus difficile, parce que nos renseignements sont encore trop partiels. Mais nous pensons qu'avec la multiplication des données obtenues sur chaque espèce, et du nombre des espèces étudiées, les comparaisons seront de plus en plus profitables. Aussi espérons-nous que le présent article incitera des chercheurs à apporter leurs contributions à cette entreprise.

Précisons l'échelle envisagée ici. Pour le moment, il ne s'agit pas d'aller jusqu'à une échelle permettant de prendre en considération des différences de conditions extérieures existant entre des points voisins, mais seulement celles qui peuvent exister entre des contrées différentes. Essentiellement, entre des contrées plus ou moins septentrionales ou plus ou moins méridionales.

Puisque le nombre des espèces sur lesquelles nous avons des données est très faible, on comprendra très bien que notre écrit ne puisse être qu'un « essai ». On s'en rendra compte à plus forte raison, quand on verra combien ces données sont inégales : pour certaines espèces elles sont relativement copieuses, pour d'autres elles sont si réduites qu'elles ne peuvent fournir que des indications.

Nous allons parler de chacune des espèces, puis viendra leur mise en comparaison.

ÉNONCÉ, POUR DIVERSES ESPÈCES, DES FAITS CONCERNANT CHACUNE D'ELLES

Ier Cas. *Patella intermedia* Jeffreys.

L'aire de répartition de *Patella intermedia* Jeffreys = *Patella depressa* Pennant, va de l'Angleterre méridionale au Sénégal.

Les aspects sous lesquels l'espèce se présente au long de cette étendue de côtes, ont été examinés dans des travaux successifs, dont on trouvera la liste dans le dernier d'entre eux : E. Fischer-Piette et J.-M. Gaillard, les Patelles au long des côtes atlantiques Ibériques et Nord-Marocaines, Journ. de Conchyl., XCIX, 1959, pp. 135-200.

A sa frontière nord, l'espèce est très peu variable. En Bretagne par exemple, le test est assez épais, la sculpture est assez constante (côtes fortes, peu nombreuses, à section triangulaire) ; et il n'y a qu'un très petit nombre de variétés de coloration de la coquille, fort voisines les unes des autres : variétés *Taslei*, *Marteli* et *splendida*. Dans cette région le pied est généralement gris ; les papilles palléales sont d'un blanc presque nacré qui tranche nettement sur la teinte du reste du manteau ; le rapport R/C de la longueur de la radule à la longueur de la coquille varie peu autour de la valeur 2,1 ; la forme des dents de la radule est assez peu variable.

Cette situation existe, *grosso modo*, de l'Angleterre aux parages de l'île d'Oléron. A partir de là les choses changent. La variabilité s'amplifie, quel que soit le caractère envisagé, degré d'aplatissement du test, épaisseur du test, force et nombre des côtes, forme de leur section, couleur du test, couleur du pied, couleur et degré de visibilité des papilles palléales, rapport R/C (dont par ailleurs la valeur moyenne s'abaisse beaucoup), forme des dents de la radule. La variabilité de ces caractères est extrême sur la côte basque française (Saint-Jean-de-Luz surtout), et en même temps la densité de population et la taille moyenne des individus sont particulièrement élevées, ce qui incite à dire que c'est la région (ni trop nordique ni trop méridionale) où l'espèce a sa prospérité maxima, et que c'est cette prospérité qui entraîne l'espèce à extérioriser toute sa possibilité de variation tandis que, vers le nord, les conditions d'existence étant moins bonnes, seules sont présentes les quelques variétés qui se trouvent pouvoir supporter ces conditions défavorables.

A l'appui de cette manière de voir, vient le fait que sur la côte basque les glandes génitales sont pleines en toutes les saisons chez 80 % des individus tandis qu'en Bretagne il y a un fort ralentissement de janvier à avril, saison pendant laquelle il n'y a que 20 % des individus qui aient leurs glandes génitales garnies.

En continuant, sur la côte nord d'Espagne, la variabilité va en diminuant, et en Galice les Patelles sont redevenues à peu près exactement ce qu'elles sont en Bretagne, si ce n'est que les glandes génitales sont pleines en toute saison chez 80 % des individus, comme sur la côte basque.

En continuant encore, le long de la côte ibérique occidentale en descendant vers le sud, on voit la variabilité redevenir forte. En Espagne du sud et au Maroc du nord, le rapport R/C est redevenu aussi variable que sur la côte basque et la valeur moyenne de ce rapport est aussi basse que sur la côte basque, le degré de visibilité des papilles est redevenu très variable, la coloration de la sole pédieuse aussi, ainsi que le degré d'aplatissement et l'épaisseur du test, le nombre, la force et la section des côtes, la forme des dents radulaires. Toutefois cette variabilité n'est jamais aussi forte que sur la côte basque ; et elle n'est jamais aussi générale, en ce sens que, forte sur un point, elle peut n'être que modérée ou très modérée sur un autre point voisin ; en particulier, on constate souvent qu'elle est bien moins forte sur les surfaces très exposées que sur les surfaces peu exposées.

Ce que nous venons de dire est valable jusqu'à Arcila inclusivement

(entre Tanger et Larache). Nous ne sommes pas allés plus au sud, et les collections que nous avons pu consulter relativement à cette région allant d'Arcila au Sénégal étaient pauvres, aussi nous est-il difficile d'en parler de façon valable. Disons cependant qu'il nous semble que la variabilité est du même ordre que celle qui s'observe au Maroc du nord, c'est-à-dire, forte en certains points (avec existence en particulier d'exemplaires surbaissés), modérée en d'autres.

En résumé, *P. intermedia*, peu variable dans le nord, devient extrêmement variable et particulièrement abondant sur la côte basque qui semble être pour lui la région de prospérité maxima, et on peut penser que c'est cette prospérité même qui permet au potentiel de variabilité de se manifester au maximum. En allant vers la Galice la variabilité se restreint considérablement, puis en descendant vers le sud elle augmente de nouveau, en Espagne du sud, au Maroc du nord, et, semble-t-il, de là jusqu'au Sénégal ; elle est plus ou moins forte selon les stations, sans être jamais aussi forte que sur la côte basque.

II[e] Cas. *Patella vulgata* L.

Cette espèce s'étend beaucoup plus vers le nord, et beaucoup moins vers le sud, que la précédente. Il n'empêche pas qu'elle présente, au long des côtes dont nous parlons, des phénomènes qui sont, dans une bonne mesure, parallèles à ceux que présente *P. intermedia.*

En Grande-Bretagne et en Bretagne l'espèce est peu variable. En général le test est assez épais et bien costulé, d'une teinte peu variable avec toutefois une petite minorité d'individus présentant de fins rayons rouges (variété *picta*) ; le pied est jaune-brunâtre à olivâtre.

Sur la côte basque la variabilité est nettement plus marquée, il y a des aspects particuliers concernant la sculpture, l'aplatissement, la minceur, la couleur du test, ainsi que la couleur de la sole pédieuse. En allant de là vers l'ouest on voit diminuer cette variabilité, et on retrouve en Galice l'aspect « breton », tout au moins sur les parties saillantes de la côte, les caractères restant plus ou moins « basques » dans les parties rentrantes (les estuaires mis à part, où règne un aspect très breton). Les faits changent peu dans le nord du Portugal. Mais lorsqu'on approche de la frontière sud de l'espèce, située sur la côte de l'Algarve (Portugal sud), on constate que les individus appartiennent en très grande majorité à la variété *picta*, que l'on peut donc supposer plus résistante aux conditions méridionales que la forme ordinaire.

III[e] Cas. *Haliotis tuberculata* L.

Pour cette espèce, à peine pouvons-nous donner une petite indication dont la valeur serait à confirmer.

C'est une forme méridionale, qui vers le nord ne dépasse pas les îles

anglo-normandes. En Méditerranée on l'a souvent appelée *H. lamellosa* parce que son test porte des saillies très marquées d'aspect plus ou moins lamelleux. Dans l'Atlantique on l'appelle généralement *H. tuberculata*, toutefois H. Fischer a fait savoir que sur la côte basque elle avait un aspect lamelleux rappelant celui qu'elle présente en Méditerranée : « Les spécimens présentent pour la plupart la forme générale de l'*H. lamellosa* de la Méditerranée ; leurs plis sont fréquemment très accentués, mais sans être aussi exagérés que chez certains exemplaires de la forme méditerranéenne » (H. Fischer, Liste des Mollusques recueillis à Guéthary et à Saint-Jean-de-Luz, Miscell. biol. Giard, 1899, p. 225).

IVe Cas. *Gibbula cineraria* L. et *Calliostoma strigosa* Gmel.

Que le titre de ce paragraphe ne fasse pas croire que nous allons mettre en parallèle la distribution de *Gibbula cineraria* et celle de *Calliostoma strigosa*. *Gibbula cineraria* L. et *Calliostoma strigosa* Gmel. sont une seule et même espèce, sur laquelle nous allons rappeler les renseignements existants, pour pouvoir les mettre ensuite en parallèle avec d'autres espèces.

Les données concernant ce cas sont contenues dans un travail de 1962 de Fischer-Piette, Gaillard et Kisch, paru aux Mémoires du Muséum, n. sér., Zool., XXVIII, 1, pp. 1-32, sous le titre : « Les variations, du Nord au Sud, de *Gibbula cineraria* L. et ses rapports avec *Calliostoma strigosa* Gmel. »

Le travail en question a montré que *Gibbula cineraria*, au nord, en Écosse notamment, a une forme surbaissée, un ombilic très large, une coloration très peu variable, grise comme teinte de fond avec de fines linéoles brun-lilas ; et qu'en allant vers le sud on voit changer ces caractères, pour aboutir à une forme très élevée, à ombilic très réduit, et à coloration très variable ; à côté d'individus colorés comme ceux du nord, on en trouve qui sont ornés de flammules ou macules rouges, d'autres qui sont uniformément roses sans aucune flammule, etc.

Les individus du sud que nous venons de décrire étaient précédemment considérés, non comme des *Gibbula cineraria*, mais comme une autre espèce classée dans un genre différent : *Calliostoma strigosa*. En réalité, en opérant de proche en proche, on voit se produire des passages graduels d'un aspect à l'autre. Fait curieux, ce qu'on constate, ce n'est pas le phénomène simple d'un passage progressif commençant à partir de la frontière nord de l'espèce (Scandinavie et Écosse) pour aboutir à sa frontière sud (Maroc atlantique), mais un processus à double point d'inflexion. Du nord à la côte basque on passe de l'aspect *Gibbula cineraria* à l'aspect *Calliostoma strigosa* ; de la côte basque à la pointe de la Galice le phénomène s'inverse, ou revient progressivement de l'aspect *Calliostoma strigosa* à l'aspect *Gibbula cineraria* ; et de la Galice au Maroc on passe à nouveau de l'aspect *Gibbula cineraria*, progressivement, à l'aspect *Calliostoma strigosa*.

Cette double inflexion présente un grand intérêt, car elle s'accorde

avec des données diverses qui portent à considérer la côte basque comme assez largement comparable au Maroc et la Galice comme assez largement comparable à la Bretagne.

Contrairement à l'aspect extérieur qui subit des changements extrêmes, la radula se montre invariable du nord au sud.

Par contre, le volume des individus varie : il diminue du nord au sud, mais en obéissant lui aussi aux deux inflexions : diminution du nord à la côte basque, augmentation de la côte basque à la Galice, diminution de la Galice au Maroc.

Il n'y a aucune constatation à faire au sujet de la sculpture, l'espèce en étant pratiquement dépourvue.

Ve Cas. *Gibbula umbilicalis* Da Costa.

C'est cette espèce que nous examinons maintenant, en raison du fait qu'elle appartient au même genre que la précédente, mais en dépit du fait que ses variations ont été beaucoup moins étudiées.

Quelques commentaires sur ses différents aspects ont toutefois été faits par E. Fischer-Piette, 1963, dans l'ouvrage « La distribution des principaux organismes intercotidaux nord-ibériques en 1954-1955 », Ann. Inst. Océanogr., n. s., t. XL, fasc. 3, p. 264. Dans ce travail, d'une part certaines constatations étaient mentionnées, d'autre part il était fait allusion à d'autres faits, concernant non plus la région nord-ibérique mais les régions plus méridionales, faits qui devaient être exposés « dans un travail ultérieur ». Ce travail, relatif au Portugal, à l'Espagne du sud et au Maroc, n'est pas encore achevé. Mais nous allons grouper ci-dessous, avec ce qui est déjà publié, l'essentiel des faits qui y seront contenus pour *Gibbula umbilicalis.*

La forme des individus ne varie guère du nord au sud. La taille varie : elle est plus faible sur la côte basque qu'au nord, elle augmente de la côte basque à la Galice, elle diminue de la Galice au Maroc.

L'ombilic, au nord, est assez large ; en allant vers la côte basque il se rétrécit ou, souvent, devient nul comme l'est celui de l'espèce voisine *Gibbula Pennanti* ; de la côte basque à la Galice il redevient large ; de la Galice au Maroc, de nouveau il se rétrécit ou s'annule. Il faut noter que les rétrécissements de l'ombilic ne vont pas de pair, comme pour *Gibbula cineraria*, avec un allongement de la spire.

Par contre, les variations de la taille et celles de la largeur de l'ombilic suivent les mêmes processus que pour *Gibbula cineraria.* Non seulement les différences entre le nord et le sud sont les mêmes, mais sur le parcours se notent les mêmes inversions, le point d'inflexion basque et le point d'inflexion galicien.

Il n'y a pas de remarque à faire sur la sculpture, qui partout est très faible.

VIe Cas. *Gibbula varia.*

Cette espèce ne rentre que très mal dans le cadre de nos comparaisons car sa distribution sur la côte atlantique est très restreinte. C'est essentiellement une espèce méditerranéenne, cependant elle franchit le détroit de Gibraltar et remonte jusque sur une partie des côtes portugaises. Si nous la mentionnons, c'est pour dire que sa variabilité, qui est très grande (d'où son nom) dans son milieu normal, se réduit beaucoup en approchant de la frontière nord de son domaine, un peu comme pour *Patella intermedia.* Exposons les faits, que nous croyons inédits.

La distribution de cette espèce sur les côtes atlantiques de la péninsule ibérique était très mal connue. Hidalgo (1916, Fauna Malacologica, p. 343) ne l'a citée que de Vigo (ce qui est d'ailleurs inexact, nous ne l'y avons jamais trouvée en dépit de recherches étendues et répétées pendant bien des années), de Setubal et de Cadiz. Nobre, dans ses deux ouvrages successifs sur le Portugal (1931 et 1938-40) n'en a fait aucune mention.

A partir de la Méditerranée, nous avons fait d'abondantes récoltes de cette espèce dans les stations suivantes : Algesiras, Barbate, Cap Trafalgar, Cadiz (Playa de Santa Maria del Mar), Rota, Chipiona, Praia da Rocha, Lagos, Pedra da Bala, Baleeira, Sagres, Sines, Torre de Outão, Sesimbra. Enfin à Sao Martinho do Porto n'ont pu être récoltés que deux exemplaires. Au-delà de cette dernière localité nous n'avons jamais réussi à en trouver.

Dans les localités du sud de la péninsule l'espèce se montre très variable au point de vue de sa teinte de fond et de la disposition et de la couleur des dessins qui se détachent sur cette teinte de fond. Il en est ainsi jusque dans la région Baleeira-Sagres (près du Cap Saint-Vincent). Mais à Sines il n'y a guère que des individus gris, quelquefois gris-beige, porteurs d'un fin treillis de taches d'un gris (ou d'un gris-beige) plus foncées, assez rarement truffé de taches blanches. A la Torre de Outão reparaît localement une forte variabilité. A Sesimbra comme à Sines la population est grise dans son ensemble, toutefois l'entourage immédiat de l'ombilic est souvent un peu rosé ; et il en est de même pour les deux individus de Sao Martinho do Porto. On voit qu'aux abords de la frontière nord de l'espèce, les variétés autres que la variété sombre disparaissent à peu près (variétés à fond clair, blanc, jaune, rose, à taches ou flammules blanches, brunes, violettes, noires, à plus nombreuses teintes juxtaposées, etc.).

VIIe Cas. *Monodonta lineata* Da Costa.

Cette fois nous ne sommes plus dans le genre *Gibbula*, mais nous restons cependant dans la même famille, celle des Trochidés.

Un travail récent a été consacré à l'étude des variations de cette espèce du nord au sud : E. Fischer-Piette et I. Bennet, « Le problème de la distribution des variétés de coloration, contribution au cas de *Monodonta lineata* », Journ. de Conchyl., 1966.

Cette espèce, répandue de l'Irlande et de l'Angleterre à la Mauritanie, est une des moins variables qui soient, dans sa forme comme dans sa coloration. Sa forme est pratiquement invariable *tout au long* des côtes. Sa coloration est pratiquement la même *sur la grande majorité* des côtes, avec seulement deux aspects courants (coexistant) réunis par tous les intermédiaires : la variété *typica*, de teinte sombre dûe à des lignes foncées flexucuses ou zigzag allant du sommet à la base et serrées les unes contre les autres, et la variété *circumducta* où des bandes spirales relativement claires viennent interrompre ces lignes sombres. Mais il y a un secteur où les faits sont bien différents : de Setubal (Portugal) au Cap Trafalgar (Espagne du sud), la coloration est infiniment plus variable, à la fois pour le nombre des teintes et pour le dessin des lignes ou macules ; et, comme très souvent interviennent des teintes assez claires, le beige, le gris verdâtre etc. ou franchement claires, le jaune, le rose, le blanc, les populations de ce secteur sont, dans l'ensemble, nettement plus claires que celles du reste du domaine de l'espèce. Le passage d'un régime à l'autre n'est d'ailleurs pas brutal, car le secteur de grande variabilité est bordé, au nord (de Setubal à la frontière nord du Portugal) comme au sud (du Cap Trafalgar à Arcila au Maroc), de secteurs intermédiaires où les populations sont plus claires que plus loin (par fréquence de teintes jaunes) sans présenter la variabilité anarchique dont nous venons de parler.

On voit que la variabilité de cette espèce n'est aucunement parallèle à celle des *Gibbula cineraria* et *umbilicalis*. Rien ne se passe du nord à la côte basque ni de la côte basque à la Galice. Il y a, comme dans ces cas précédents, un changement de la Galice au Portugal, mais au lieu de s'accentuer en allant au Maroc il régresse et les populations marocaines et mauritaniennes sont, en gros, d'aspect nordique. Il y a un seul secteur à variabilité exacerbée, le Portugal-Sud, tandis que *Gibbula cineraria* en avait deux, la côte basque, et l'immense secteur allant du Portugal sud au sud du Maroc (et que *Gibbula umbilicalis* n'en avait aucun). De telles différences vont évidemment faire l'objet de commentaires, lorsque nous aborderons plus loin les questions explicatives. Nous devons noter que, pour *Monodonta lineata*, il n'y a pas de variabilité portant sur la taille. Alors que *Gibbula umbilicalis* est plus petit au sud qu'au nord, alors que *Gibbula cineraria* est plus petit dans les régions à grande variabilité (sud ; et côte basque) que dans les autres, *Monodonta lineata* a partout la même taille. Entendons-nous : il a partout la même taille *maxima*. Mais dans la région où sa variabilité est très forte ses populations sont faites d'individus presque tous petits ce qui pourrait faire croire à un phénomène analogue. Mais il ne s'agit que d'une plus forte mortalité intervenant avant l'âge avancé et traduisant évidemment des difficultés d'existence.

VIIIe Cas. *Littorina saxatilis* Olivi.

Nous quittons la famille des *Trochidés* pour passer à celle des *Littorinidés*, qui en est peu éloignée au point de vue de la forme de la coquille.

Les espèces dont nous nous sommes occupés ci-dessus représentaient des cas qui n'étaient pas réellement compliqués. Mais nous arrivons maintenant à une espèce soulevant des problèmes très divers et plus compliqués à exposer.

Une première difficulté résidc dans le fait que, parmi les variétés qui ont été décrites, il n'est pas sûr que certaines ne devront pas être érigées au rang d'espèce.

Une autre difficulté consiste en ce que la variabilité est telle, qu'on ne peut saisir que certains des problèmes qu'elle pose.

Y a-t-il, comme pour plusieurs des espèces dont nous venons de parler, des régions de forte variabilité à opposer à des régions de faible variabilité ? Pas exactement, car ce n'est pas de *régions* qu'il faut alors parler ici, mais de *stations*. Dans la mesure où les faits sont connus, nous pouvons dire ceci : il y a le plus souvent une variabilité assez forte ; en dehors de cela, nous connaissons deux stations à variabilité stupéfiante tant elle est extrême, et diverses stations à variabilité faible ou nulle.

Les deux stations à variabilité stupéfiante sont peuplées à peu près de la même façon pour ce qui est de la qualification et du pourcentage des diverses variétés qui s'y trouvent. Mais elles se trouvent en des lieux qui n'ont rien de comparable au point de vue des conditions ambiantes.

Les stations à variabilité faible ou nulle sont, dans la grande majorité des cas (ce n'est pas une règle) peuplées de la même façon (sculpture très faible ; coloration jaune uniforme). Et, dans la grande majorité des cas, elles sont situées dans les mêmes conditions ambiantes.

Voici les différences de conditions où se trouvent les deux stations à variabilité stupéfiante.

L'une d'elles, Rubna-na-Faing (Écosse), est à 1000 km plus au nord que l'autre, Castoul Plage (Bretagne), ce qui constitue une différence considérable. D'autre part Rubna-na-Faing est un des endroits les plus battus où il soit possible de trouver des *Littorina saxatilis*, tandis que Castoul Plage, situé sur celle des côtes de Belle-Ile qui regarde le continent et, de plus, dans un rentrant de cette côte, est une station qui n'est que très modérément battue.

Voici maintenant les conditions où se trouvent, dans la grande majorité des cas, les populations à variabilité faible ou nulle. Ce sont les divers estuaires et ports qui se trouvent au long des côtes européennes, c'est-à-dire, les endroits les plus calmes où puisse se trouver *Littorina saxatilis*.

Telle est la réponse à notre première question. On voit que cette réponse est bien difficile à interpréter.

Laissons maintenant de côté le domaine particulier constitué par les estuaires et ports, pour ne considérer que la côte proprement dite. Et, sur cette côte proprement dite, laissons de côté les deux cas très particuliers constitués par Rubna-na-Faing et Castoul Plage, afin de pouvoir poser la question suivante :

Existe-t-il dans les caractères des individus, des changements d'ensemble observables quand on va du nord au sud, comme pour *Gibbula cineraria* par exemple ?

Nous pouvons répondre à cette question pour ce qui concerne les côtes

ibériques, mais non pour les côtes situées plus au nord car nous n'avons pas encore procédé de façon suffisamment complète à l'étude des *Littorina saxatilis* de ces côtes.

Et, quand nous disons que nous pouvons répondre à cette question pour ce qui concerne les côtes ibériques, nous nous avançons trop. En effet, nos résultats (extrêmement longs à dépouiller étant donné le très grand nombre de stations que nous examinons et le très grand nombre des individus que nous y récoltons) ne concernent que les *points bien battus* des côtes ibériques, et non les points peu battus.

Sur les points battus donc, on observe en effet des changements en allant de la frontière française au détroit de Gibraltar ; et ils sont parallèles à ceux que nous avons décrits pour *Gibbula cineraria* par exemple car ils changent de sens à la pointe de la Galice. Ils consistent en ce que, à partir de la frontière française, on voit progressivement apparaître une ornementation consistant en courts traits noirs, qui s'allongent et qui finissent par s'unir et par former des lignes spirales constituant la variété *lineata.* En quelques stations de Galice toute la population, pratiquement, est faite d'individus *lineata* ; puis, en descendant de là vers le sud, on voit progressivement ces lignes se fractionner, se réduire de plus en plus, et au détroit de Gibraltar, il n'en reste rien. Ces faits ont été exposés en 1961 : voir Fischer-Piette, Gaillard et Jouin, Bull. Soc. Zool. Fr., LXXXVI, p. 320. (ceux qui concernent Castoul Plage et Rubna-na-Faing ont été publiées en 1963 par Fischer-Piette, Gaillard et James, Cahiers Biol. marine, IV, p. 1-22).

PARTIE COMPARATIVE

Nous avons déjà esquissé quelques comparaisons dans les pages antérieures ; complétons-les.

Nous avons à faire porter nos comparaisons sur plusieurs ordres de faits.

1° Nous avons constaté chez plusieurs espèces, qu'aux approches de leurs frontières de répartition elles étaient moins variables qu'à une plus grande distance de ces frontières. Il en est ainsi pour *Patella intermedia* (= *depressa*) à sa frontière nord, mais non, semble-t-il, à sa frontière sud, moins étudiée d'ailleurs. Il en est ainsi pour *Patella vulgata* à sa frontière sud (nous n'avons pas étudié les populations de sa frontière nord). Il en est ainsi pour *Gibbula varia* en ce qui concerne sa frontière nord, la seule dont il ait été question ici.

Or il ne s'agit pas d'un phénomène général. Nous n'avons rien constaté de tel chez *Gibbula cineraria*, chez *Gibbula umbilicalis*, chez *Monodonta lineata* et chez *Littorina saxatilis* (dont les populations nordiques ne sont d'ailleurs pas assez bien connues de nous pour que nous puissions être affirmatifs à ce point de vue).

Toutefois pour *Monodonta lineata* on pourrait exprimer une analogie car cette espèce est beaucoup moins variable dans des domaines nordique

et méridional que dans un domaine intermédiaire, mais dans son cas l'étendue des domaines à variabilité faible l'emporte de telle façon sur celle du domaine central à variabilité plus forte, que l'analogie est vraiment très lointaine, et nous pensons qu'il s'agit d'un autre phénomène, indépendant, car il se rencontre chez deux autres espèces, *Patella vulgata* et *Patella intermedia*, et pour l'une d'elles tout au moins, *Patella vulgata*, l'indépendance des deux ordres de faits nous semble certaine. C'est de cet autre phénomène que nous allons nous occuper maintenant.

2° Nous avons constaté pour plusieurs espèces, l'existence d'une région où la variabilité est beaucoup plus forte qu'ailleurs. Il ne s'agit d'ailleurs pas d'une région qui soit la même pour toutes ces espèces, de sorte que l'interprétation de ce phénomène n'est pas facile.

Patella vulgata est beaucoup plus variable sur la côte basque qu'ailleurs. Cette variabilité diminue de la côte basque aux Asturies, elle ne change plus guère ensuite de la Galice au sud du Portugal, et là elle se restreint beaucoup dans les dernières stations, ce qui constitue à nos yeux le phénomène distinct commenté dans la première rubrique. En allant vers le nord, dès l'île d'Oléron on retrouve une variabilité bien plus limitée, comme en Bretagne et en Angleterre.

Pour *Monodonta lineata* le domaine à forte variabilité est le sud du Portugal, autour duquel il y a vers le nord et vers le sud des domaines intermédiaires assez limités en étendue.

Certes la non-coïncidence des régions à variabilité forte de *Patella vulgata* et de *Monodonta lineata* nous empêche de nous diriger vers une interprétation pouvant faire admettre qu'il y ait dans le milieu ambiant une catégorie de facteurs favorisant directement la variabilité, ce qui aurait été plus simple à nos yeux ; mais cette discordance, qui met la zone de grande variabilité de *Monodonta lineata* plus au sud que celle de *Patella vulgata*, pourrait être en rapport avec le fait que *Monodonta lineata* est une espèce plus méridionale que *Patella vulgata* : ses frontières nord et sud sont plus au sud, respectivement, que les frontières nord et sud de *Patella vulgata*.

Patella intermedia (= *P. depressa*) a une région de variabilité maxima qui est, comme pour *P. vulgata*, la côte basque, malgré le fait que *P. intermedia* soit une espèce plus méridionale que *P. vulgata* (elle est encore plus méridionale que *Monodonta lineata*). Alors, si on ne peut pas parler d'un milieu (basque) favorable à la variabilité de diverses espèces, on pourrait peut-être le considérer comme favorable à la variabilité de celles qui appartiennent au genre *Patella* ? Mais d'une part, il n'opérerait pas sur *Patella athletica* Bean ni sur *Patella lusitanica* Gmelin (tandis que, toutes ces Patelles étant exceptionnellement abondantes sur la côte basque, même *P. lusitanica* qui se trouve pourtant à sa frontière nord, on peut certainement considérer le milieu basque comme favorisant la *prospérité* des Patelles. Mais cela est un autre problème que celui qui nous occupe ici).

Mais le cas de *Patella intermedia* n'est pas vraiment parallèle à celui de *Patella vulgata* car alors que la variabilité de *Patella vulgata* se réduit beaucoup dans le sud du Portugal (où l'espèce s'arrête d'ailleurs), pour

P. intermedia on trouve plus au sud, à partir du Portugal, un autre domaine où la variabilité est très forte sans d'ailleurs être aussi forte qu'elle ne l'est sur la côte basque, et il semble qu'il en soit ainsi sur une très grande étendue, jusqu'à la frontière sud de l'espèce. Il y a là un ordre de faits qui serait plutôt comparable à celui qui s'observe chez *Gibbula cineraria*, et nous aborderons plus loin cet ordre de faits.

Quant au cas de *Littorina saxatilis*, s'il révèle lui aussi l'existence de populations beaucoup plus variées en certains points qu'en d'autres, ce n'est qu'une analogie bien superficielle, car ce n'est pas de régions qu'il s'agit, mais de stations de très petite étendue, et celles qui sont connues, Rubna-na-Faing et Castoul Plage, sont à 1000 km l'une de l'autre, l'une en Écosse, l'autre à Belle-Ile, et dans des conditions marines tout à fait différentes, la première étant extrêmement battue et la deuxième très modérément battue.

3° Prenons maintenant la catégorie la plus marquée en même temps que la plus facile à exprimer, celle des espèces qui changent d'aspect en allant du nord au sud.

L'exemple le plus beau, autour duquel nous grouperons les autres, est celui de *Gibbula cineraria* (= *Calliostoma strigosa*). Au nord la coquille est basse, très largement ombiliquée, de coloration peu variable (grisâtre) ; au sud elle est petite, élevée, à peine ombiliquée, de coloration très variable. Le changement est progressif et il est très certainement en rapport avec les différences de climat car, donnant déjà un résultat très marqué sur la côte basque, il rétrograde en allant de là à la Galice où les conditions rappellent beaucoup la Bretagne, et progresse à nouveau au Portugal jusqu'à dépasser, au Maroc, l'état atteint sur la côte basque.

Une analogie assez nette existe pour *Gibbula umbilicalis* bien que la transformation de cette espèce soit beaucoup moins marquée. Il n'y a pas de changement de la forme générale, seulement une diminution de la taille et une oblitération plus ou moins fréquente de l'ombilic, qui se marquent du nord à la côte basque, régressent de la côte basque à la Galice, et se marquent à nouveau de la Galice au Maroc.

Un peu comparable peut-être est *Haliotis tuberculata* qui, beaucoup plus lamelleux au sud qu'au nord, manifeste déjà cet état dans la région basque.

Littorina saxatilis, en cours d'étude mais déjà examiné de la côte basque au détroit de Gibraltar, montre dans sa coloration une transformation progressive (acquisition de lignes spirales noires) de la côte basque à la Galice et le processus est inversé de la Galice au détroit de Gibraltar.

Enfin *Patella intermedia* offre un parallélisme net avec *Gibbula cineraria* au point de vue du degré de variabilité, qui augmente du nord à la côte basque, diminue de la côte basque à la Galice, et augmente de la Galice au Maroc. Mais il faut remarquer que la radule de *Gibbula cineraria* est invariable du nord au sud alors que celle de *Patella intermedia* varie comme le reste de ses caractères.

Au point de vue de la taille, s'il y a, comme nous l'avons dit, un parallélisme entre *Gibbula umbilicalis* et *Gibbula cineraria* qui permet de mettre

ces deux espèces dans une même catégorie (grandes au nord et en Galice, petites au pays basque et au Maroc), il y a par contre discordance évidente entre cette catégorie et *Patella intermedia*, qui est plus grande au pays basque qu'ailleurs. Et si l'on considère en même temps le degré de variabilité on est obligé de constater que la côte basque est favorable à la fois à la taille et au degré de variabilité de *Patella intermedia* alors que pour *Gibbula cineraria* elle est favorable à son degré de variabilité mais défavorable à sa taille.

Nous venons ainsi d'exprimer, à divers points de vue, un certain nombre de concordances et de discordances. Tout en les exprimant nous avons tiré, bien timidement, quelques enseignements qui sont restés des plus superficiels. Il ne semble pas que nous puissions faire mieux pour le moment, et nous nous contenterons de rappeler qu'il ne pouvait s'agir que d'un « essai » et que si nous le publions en dépit de la faiblesse évidente de ses possibilités actuelles, c'est essentiellement pour tracer une direction de recherches où nous souhaitons voir s'engager d'autres personnes.